Rev. Écol. Biol. Sol, 1975, **12** (1): 239-259.

Effets de deux facteurs édaphiques (teneur en phosphore et qualité de la matière organique des sols) sur l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne du Pin maritime (*Pinus pinaster* Soland. *in* Ait.)

PAR

D. MOUSAIN (1)

Laboratoire de Botanique et Pathologie Végétale
du Centre de Recherches Agronomiques du Midi, Montpellier

INTRODUCTION

L'établissement de la symbiose ectomycorhizienne des arbres ne dépend pas uniquement de la présence, dans leur rhizosphère et dans le sol, de champignons mycorhiziens spécifiques ni de facteurs de nature intrinsèque (virulence de l'inoculum, sensibilité propre de l'hôte, etc.). La constitution d'une association mycorhizienne fonctionnelle est également contrôlée par de nombreux autres facteurs liés à l'environnement (état physiologique des partenaires, effets propres du milieu — notamment du sol — sur l'inoculum, ...).

Nous avons tenté d'analyser l'influence de deux variables édaphiques, la fertilisation phosphatée et le type de sol (en particulier, la qualité de sa matière organique), sur la mycorhization et la croissance de plantules de Pin maritime.

EFFET DE LA FERTILISATION PHOSPHATÉE SUR LA MYCORHIZATION ET LA CROISSANCE DE PLANTULES DE PIN MARITIME

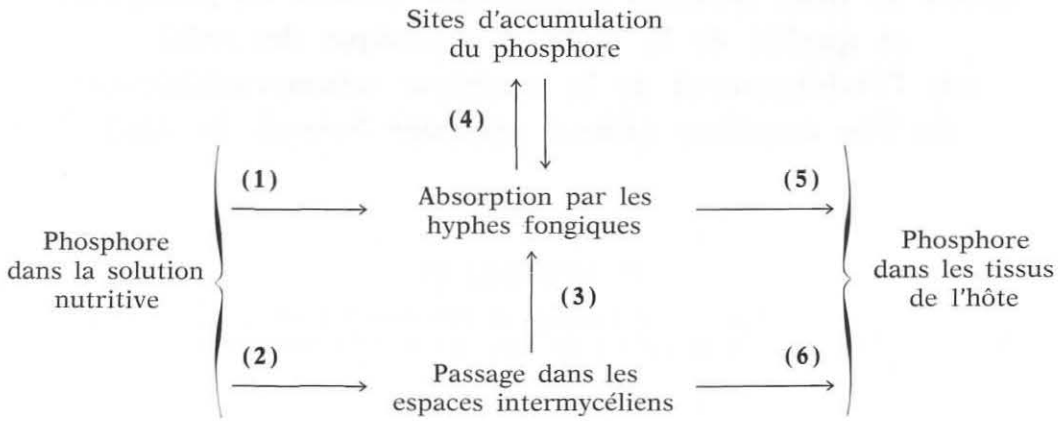
1. Introduction.

L'absorption du phosphore par les ectomycorhizes des arbres forestiers a fait l'objet, vers les années 1950, d'une série de travaux physio-

(1) Adresse actuelle : Station de Pathologie Végétale du C.R.A., 12, Avenue de l'Agriculture - 63100 - Clermont-Ferrand.

logiques remarquables (cf. J. L. HARLEY, 1969). Les auteurs ont appliqué la technique des isotopes radioactifs tant à des racines de Hêtre excisées (J. L. HARLEY et C. C. MC CREADY, 1950 et 1952) qu'à des mycorhizes non séparées des arbres (T. M. MORRISON, 1954 et 1957).

A la lumière des résultats obtenus, HARLEY proposa le schéma suivant qui exprime les différentes voies de passage du phosphore à travers le manteau fongique en fonction de la teneur en cet élément de la solution externe :



Au niveau du manteau fongique de la mycorhize deux processus peuvent intervenir pour assurer l'entrée du phosphore :

— absorption par les hyphes fongiques en contact avec la solution nutritive ((**1**)) ;

— cheminement à travers les espaces intermycéliens ((**2**)).

Dans l'un et l'autre cas, il y a possibilité pour le phosphore de s'accumuler sous forme de phosphates organiques ou inorganiques suivant la voie (**4**), d'ailleurs réversible, avant d'être absorbé finalement par les tissus de l'hôte à partir du manteau fongique ((**5**)).

L'absorption directe ((**6**)) s'accomplit selon HARLEY quand la concentration en phosphore de la solution nutritive est élevée et que la voie (**3**) est complètement saturée. Dans les autres conditions, l'absorption du phosphore par les tissus de l'hôte s'opère à partir des hyphes du manteau ((**5**)).

Les hypothèses de HARLEY furent confirmées par une expérience de J. J. E. CLODE (1956).

Cet auteur compare le développement, sur sable stérile, de plantules du *Pinus radiata* D. Don inoculées ou non avec des champignons de mycorhizes et arrosées avec une solution nutritive complète ou sans phosphore. Après 10 mois d'expérience, ce sont les plantules sans mycorhizes arrosées avec la solution complète qui ont la plus grande taille. Dans le cas des plantules arrosées avec la solution sans phosphore, des différences de taille significatives apparaissent en faveur, cette fois, des plantules à mycorhizes.

De plus, la technique des isotopes radioactifs appliquée à la plante entière permet à CLODE d'enregistrer les résultats originaux suivants :

— les plantules à mycorhizes contiennent une plus grande quantité de phosphore que celles qui en sont dépourvues ; en outre, cet élément est absorbé davantage par les racines que par les parties aériennes des plantules (à l'inverse des plantules stériles) ;

— les plantes à mycorhizes possèdent la double faculté d'absorber et d'excréter davantage de phosphore que les plantes sans mycorhizes.

Nous avons mis en place une expérience inspirée de celle de CLODE et destinée à mettre en évidence l'influence du niveau phosphaté sur la mycorhization et la croissance de plantules de Pin maritime.

2. **Matériel et méthodes.**

— Nous avons disposé, pour cet essai, d'un lot de 60 plantules de Pin maritime (provenance : Fontfroide-d'Aude) élevées sur un sable littoral comprenant un inoculum naturel. Ce lot est divisé en deux groupes de 30 plantules réparties de manière à respecter la moyenne cotylédonaire initiale (8,3).

— Deux mois et demi après le semis, les plantules sont repiquées dans des pots (type « Cultipot n° 11 ») remplis de sable de Biot (calibre : 1,5 à 2,5 mm) préalablement lavé à l'acide chlorhydrique (dilution : 1/5^e) et désinfecté par la vapeur. Ce sable, dont la capacité d'échange est nulle, contient des « traces de phosphates peu solubles sans doute sous forme de pellicules peut-être apatitiques » (P. BONFILS, communication personnelle) qui peuvent fournir jusqu'à 15 ppm d'acide phosphorique assimilable (1).

— Le départ de l'essai, en serre, suit d'un mois et demi le repiquage des plantules ; les plantules sont arrosées par des solutions nutritives avec ou sans phosphore, préparées toutes deux à partir de la formule de G. TOUZET et J. C. HEINRICH (1967).

— Préparation des solutions nutritives

A. *Solution d'éléments principaux*

$(NH_4)_2\ SO_4$	95 ppm (ou mg/l)
$Ca\ (NO_3)_2,\ 4\ H_2\ O$	736 ppm
$K\ H_2\ PO_4$	314 ppm
$Mg\ SO_4,\ 7\ H_2\ O$	280 ppm

B. *Solutions d'oligo-éléments*

Deux solutions-mères sont préparées :

— *Solution a*

$H_3\ BO_3$	1 750 ppm (ou mg/l)
$Mn\ SO_4,\ H_2\ O$	1 750 ppm
$Zn\ SO_4,\ 7\ H_2\ O$	1 750 ppm
$Cu\ SO_4$	350 ppm

— *Solution b*

$Fe\ C_6\ H_5\ O_7,\ 5\ H_2\ O$	1 750 ppm

Au moment de l'emploi, on ajoute à un litre de la solution d'éléments principaux, 0,5 ml de la solution a et 1 ml de la solution b.

(1) Analyse communiquée par la Station d'Agronomie et de Physiologie Végétale du C.R.A. d'Antibes.

Dans la solution nutritive sans phosphore, on remplace le phosphate monopotassique par du chlorure de potassium (K Cl) à 172 ppm.

— *Equilibres ioniques dans les solutions nutritives employées* (cf. tableau 1)

Les *doses d'oligo-éléments*, par litre de solution, sont les suivantes :

Fe	292 µg	Zn	199 µg
Mn	284 µg	B	153 µg
		Cu	70 µg

TABLEAU I

Équilibres ioniques dans les solutions nutritives employés - Expression numérique en mEq par litre de solution

Anions \ Cations	$_2NH_4^+$	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	Totaux des anions
2 NO_3^-	—	—	6,23	—	6,23
$PO^4 H_2^-$ (ou Cl^-) (1)	—	2,30	—	—	2,30
SO_4^{--}	1,43	—	—	2,27	3,70
Totaux des cations	1,43	2,30	6,23	2,27	12,23

La composition de la solution nutritive complète assure donc une relation d'équilibre entre $PO_4 H_2^-$ et K^+ en présence d'un léger excès d'azote apporté sous forme nitrique et ammoniacale et avec une proportion un peu forte de calcium (G. TOUZET et J. C. HEINRICH, 1967). Le pH de cette solution est de l'ordre de 4,5.

— *Modalités de l'arrosage des plantules*

Les plantules sont arrosées quotidiennement, en alternant l'une des deux solutions nutritives précitées et l'eau distillée stérile, avec les quantités suivantes :

— pendant les six premières semaines de l'expérience : 50 ml ;

— de la 7e à la 17e semaine : 75 ml ;

— de la 17e à la 42e semaine (soit du 4e au 10e mois de l'expérience) : 100 ml.

3. Résultats et discussion.

Nous examinerons successivement l'effet de la fertilisation phosphatée sur la mycorhization des plantules puis sur leur croissance, respectivement après quatre mois et dix mois d'expérience.

I. EFFET DE LA FERTILISATION PHOSPHATÉE SUR LA MYCORHIZATION DE PLANTULES DE PIN MARITIME.

A. *Résultats après quatre mois d'expérience.*

Les trois quarts des plantules de la série arrosée avec la solution nutritive sans phosphore sont pourvues d'ectomycorhizes contre seulement 40 p. 100 des plantules de l'autre série.

(1) Pour la solution nutritive sans phosphore.

La mycorhization est significativement plus importante (à $P = 0,05$) dans la série arrosée par la solution nutritive privée de phosphore que dans l'autre, comme l'indique l'examen des intervalles de confiance des moyennes (m) du pourcentage de mycorhization (p) (1) dans les deux séries de fertilisation ($m = 42 \pm 16$ et $0 \leqslant p \leqslant 80$ pour la série sans phosphore ; $m = 9 \pm 6$ et $0 \leqslant p \leqslant 30$ pour la série avec phosphore).

Les ectomycorhizes ont, le plus souvent, une forme coralloïde et une couleur blanche et sont localisées principalement au voisinage du collet des plantules. Anatomiquement, leurs manteaux fongiques se classent parmi les soustypes « A » (feutrage mycélien lâche), « C » (manteau prosenchymateux) et « F » (manteau pseudoparenchymateux lisse) du système de T. DOMINIK (1969).

B. *Résultats après dix mois d'expérience.*

La mycorhization des plantules de la série arrosée avec la solution nutritive complète est très pauvre (taux inférieur à 5 p. 100) voire même parfois nulle. On n'observe dans la rhizosphère de ces plantules qu'un mycelium très peu abondant établissant la jonction entre les racines courtes et, parfois, une diminution de la densité des points absorbants qui correspond à la présence des rares mycorhizes. Par contre, et malgré une certaine variabilité d'une plantule à une autre, la série privée de phosphore est fortement mycorhizée dans l'ensemble (pourcentage de mycorhization supérieur, en moyenne, à 50 p. 100) et l'on ne trouve plus que 10 p. 100 de plantes sans mycorhizes.

C. *Discussion.*

Les champignons symbiotiques, qui sont présents dans la rhizosphère des plantules fertilisées par la solution nutritive complète, ne parviennent que très rarement à constituer l'organe mycorhizien. Le « statut phosphaté » de ces plantes semble donc impropre à l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne : il apparaît que, dans ce milieu où le niveau de phosphore est trop élevé, les partenaires peuvent mener une vie indépendante.

Tout se passe comme si l'intensité de la mycorhization était en rapport inverse de la teneur du milieu en acide phosphorique assimilable, le minimum indispensable étant largement assuré, semble-t-il, dans le cas de la série arrosée avec la solution sans phosphore, par l'apport du sable de Biot (5 à 15 ppm de P_2O_5 assimilable). Les résultats obtenus impliquent en tout cas de la part des champignons mycorhiziens un certain pouvoir de solubilisation des phosphates peu solubles contenus dans le sable. Cela expliquerait que les champignons symbiotiques doués de cette propriété puissent se satisfaire, dans les conditions naturelles d'un niveau très faible en phosphore directement assimilable.

D'autre part, l'écart entre le minimum et le maximum du niveau phosphaté favorable à l'établissement de la symbiose est sans doute lié à la spécificité des organismes en présence (hôte et champignons), à l'état de développement de l'hôte et aussi au niveau des autres éléments nutritifs.

(1) Le pourcentage (ou taux) de mycorhization est évalué par le pourcentage d'apex infectés par rapport au nombre total d'apex du système racinaire (racines longues, racines courtes, mycorhizes).

II. Effet des mycorhizes et de la fertilisation phosphatée sur la croissance de plantules de Pin maritime.

La lecture des résultats porte sur la moitié des plantules de l'essai (sauf pour la mesure des hauteurs après quatre mois d'expérience qui en concerne la totalité). Nous convenons de séparer ces plantules en deux catégories (à l'intérieur de chacune des deux séries de fertilisation) suivant que leur pourcentage de mycorhization est supérieur ou non à 10. Nous dégageons ainsi les quatre catégories suivantes : plantules arrosées par la solution nutritive complète, sans mycorhizes (P. S M) ou avec mycorhizes (P.M.) ; plantules arrosées par la solution sans phosphore, sans mycorhizes (S P. S M.) ou avec mycorhizes (S P.M.).

Nous mesurons des paramètres qui expriment la croissance des plantules : hauteur, poids total et du système aérien à l'état frais, rapport entre les poids des systèmes racinaire et aérien frais $\left(\frac{\text{P. R.}}{\text{P. A.}}\right)$

A. *Résultats après quatre mois d'expérience* (cf. tableau II et Fig. 1).

L'examen des intervalles de confiance des moyennes des paramètres mesurés montre que :

— la hauteur, les poids des plantules entières et ceux de leur système aérien à l'état frais sont, en moyenne, significativement plus élevés pour les plantules arrosées avec la solution nutritive complète que pour les autres quelle que soit l'intensité de leur mycorhization ;

Tableau II

Moyennes et limites de sécurité (à P = 0,05) des mesures de paramètres exprimant la croissance de plantules de Pin maritime selon le mode de fertilisation phosphatée et l'intensité de la mycorhization

Paramètres \ Catégories	P. SM	P. M	SP. SM	SP. M
Hauteur (en cm).....	25,20 ±3,39	22,30 ±4,01	10,80 ±2,58	11,96 ±1,76
Poids de la plantule fraîche (en g).	18,29 ±2,32	15,80 ±4,26	5,03 ±1,79	6,86 ±1,54
Poids du système aérien frais (en g).	12,51 ±1,42	10,70 ±3,14	1,98 ±0,72	3,04 ±0,84
$\frac{\text{(P. R.)}}{\text{(P. A.)}}$.....	0,46 ±0,05	0,49 ±0,07	1,55 ±0,26	1,34 ±0,18

— la moyenne du rapport $\frac{\text{(P. R.)}}{\text{(P. A.)}}$ est significativement plus élevée pour les plantes fertilisées par la solution sans phosphore que pour les autres ;

— la différence entre les moyennes des hauteurs des plantules des catégories (P. SM) et (P. M) d'une part, (SP. SM) et (SP. M) de l'autre, ne sont

pas significatives, tout comme la différence entre les moyennes du rapport $\frac{(P.R.)}{(P.A.)}$ pour les plantules des catégories (P. SM) et (P. M).

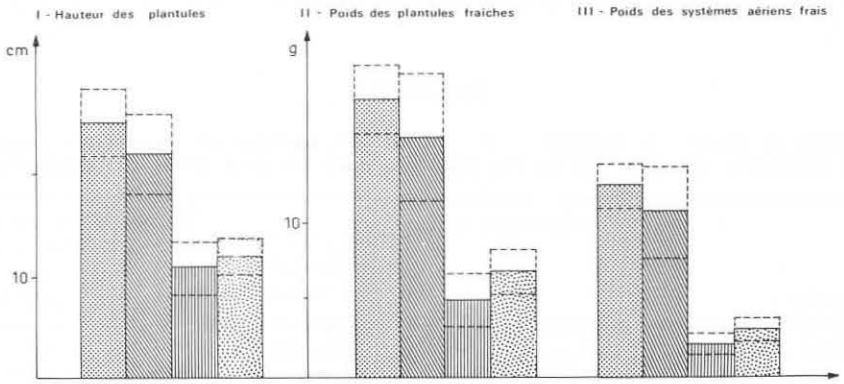


FIG. 1. — Représentation schématique des moyennes de mesures effectuées sur des plantules de Pin maritime de diverses séries (après quatre mois d'expérience).

Intervalles de confiance des moyennes (P = 0,05).
P. SM. : Plantules arrosées par solution complète, sans mycorhize.
P. M. : Plantules arrosées par solution complète, avec mycorhizes.
SP. SM. : Plantules arrosées par solution sans phosphore, sans mycorhize.
SP. M . : Plantules arrosées par solution sans phosphore, avec mycorhizes.

Pour les autres comparaisons nous avons recours à un test d'homogénéité « t » (à 13 degrés de liberté) qui indique que les moyennes des mesures faites sur les plantules de la série fertilisée par la solution complète ne présentent entre elles aucune différence significative (à $P = 0,05$) suivant l'intensité de leur mycorhization ($t < 2,16$). Cependant, dans la série arrosée avec la solution sans phosphore, la moyenne des poids du système aérien frais des plantules à mycorhizes est significativement plus élevée (à $P = 0,05$) que celle des plantules très peu ou non mycorhizées ($t = 2,42$).

B. *Résultats après dix mois d'expérience* (cf. tableau III).

La distinction des plantules en deux groupes (plantules à mycorhizes et plantules avec très peu ou sans mycorhizes), à l'intérieur de chacune des deux séries de fertilisation, disparaît ici : la fertilisation phosphatée s'accompagne, en effet, d'une mycorhization extrêmement faible et, inversement, l'arrosage avec la solution nutritive sans phosphore est en corrélation avec une abondante mycorhization.

Comme après quatre mois d'expérience, la hauteur, les poids des plantules entières et ceux de leur système aérien à l'état frais sont, en moyenne, significativement plus élevés pour les plantules de la série fertilisée avec la solution nutritive complète que pour les autres, le résultat inverse se produisant pour le rapport $\frac{(P.R.)}{(P.A.)}$.

C. *Discussion.*

— Les résultats, après quatre mois d'expérience, peuvent se traduire de la manière suivante : dans un milieu richement approvisionné en phosphore (cas de la série fertilisée par la solution nutritive complète) la plante se développe vigoureusement qu'elle soit ou non mycorhizée (cf. tableau III).

TABLEAU III

Moyennes et limites de sécurité (à P = 0,05) des mesures de paramètres exprimant la croissance des plantules de Pin maritime dans les deux séries de fertilisation

Séries de fertilisation / Paramètres	Plantules arrosées avec la solution complète (et sans mycorhizes)	Plantules arrosées avec la solution sans phosphore (et avec mycorhizes)
Hauteur (en cm)	46,5 ±4,5	21,7 ±3,2
Poids de la plantule fraîche (en g)	34,82 ±5,29	14,01 ±2,55
Poids du système aérien frais (en g)	24,92 ±4,19	5,79 ±0,87
(P. R.) / (P. A.)	0,42 ±0,06	1,42 ±0,20

Par contre, dans un milieu contenant peu de phosphore assimilable (cas de la série arrosée avec la solution nutritive privée de phosphore ou de sols forestiers pauvres en cet élément), la plante dépend, dans une certaine mesure pour son alimentation phosphatée, des champignons mycorhiziens, ces organismes étant eux-mêmes avides de phosphore et doués de pouvoir solubilisant notamment vis-à-vis des phosphates peu solubles. Dans ce cas, croissance et mycorhization sont liées, le poids du système aérien frais étant significativement plus élevé chez les plantes à mycorhizes que chez les plantes sans mycorhizes (cf. § 3. II. A). L'établissement de la symbiose correspondrait bien à ce que I. LEVISOHN (1958) appelle « une espèce de faute de mieux » (en français dans le texte anglais). Notons que les résultats obtenus par nous en quatre mois d'expérience offrent une certaine similitude avec ceux que J. J. E. CLODE (1956) a enregistré après dix mois d'expérience sur *Pinus radiata.*

— Si nous poursuivons notre essai jusqu'à dix mois, la fertilisation phosphatée entraîne la disparition de la symbiose.

Dans cette expérience, le niveau de phosphore en deçà duquel l'influence de la mycorhization sur la croissance des plantes eût pu se révéler significative (dans un sens favorable ou non) a donc été dépassé ; la fertilisation phosphatée se confondant avec la disparition des mycorhizes, c'est elle seule qui règle la croissance des plantes.

— Le rapport $\frac{(P.\,R.)}{(P.\,A.)}$ a été lié par certains auteurs à l'état de mycorhization : dans les expériences de A. B. HATCH (1937) et H. L. MITCHELL *et al.* (1937), ce rapport est, en effet, significativement plus faible pour les plantes à mycorhizes que pour les plantes sans mycorhizes. J. L. HARLEY (1969) explique le fait par une plus grande efficacité des racines à mycorhizes du point de vue de l'absorption des éléments nutritifs.

Dans le cas de notre essai de fertilisation phosphatée, le rapport $\frac{(P.\,R.)}{(P.\,A.)}$ est significativement plus élevé pour les plantes croissant avec la solution nutritive sans phosphore que pour les autres ; mais la différence relevée, à l'intérieur des deux séries, entre les plantes à mycorhizes et les plantes sans mycorhizes n'est pas significative (à $P = 0{,}05$).

Il semblerait qu'il y ait plutôt une corrélation entre le « statut phosphaté » de la plante et le développement de son système racinaire qu'entre ce dernier et la présence ou l'absence de mycorhizes.

Aucune loi générale concernant le sens de l'évolution du rapport $\frac{(P.\,R.)}{(P.\,A.)}$ ne peut donc être dégagée, ce rapport devant varier en fonction de nombreux facteurs (type spécifique et état de développement de la plante, nature du substratum, fertilisation, etc.).

4. Conclusions.

— Cet essai nous conduit, en premier lieu, à poser le problème des seuils de fertilisation dans les conditions naturelles. Dans l'expérience de fertilisation minérale entreprise à Mimizan (Landes) par la Station de Recherches forestières de Bordeaux (J. GUINAUDEAU, 1959), B. BOULLARD (1960) relève l'effet favorable de l'application de phosphates seuls sur la croissance et la mycorhization des jeunes Pins maritimes, trois ans après le début de l'expérience. Douze ans après cette première observation, T. ROUQUEROL (communication personnelle) ne note aucune différence de mycorhization entre les différentes parcelles fertilisées mais l'effet de l'application du phosphore sur la croissance des arbres persiste.

Bien que les conditions de cette expérience soient très différentes de celles des essais menés en serre sur des plantules élevées en pots, elles semblent correspondre au cas de la série avec phosphore et mycorhizes de l'essai de J. J. E. CLODE (1956). Pour leur croissance et leur mycorhization c'est de l'apport d'engrais phosphatés que les arbres ont apparemment le plus bénéficié, au début, la stabilisation de la symbiose intervenant ensuite. Une forte carence en acide phosphorique assimilable apparaît, en effet, corrélative d'une mycorhization médiocre des arbres (cas des parcelles témoins). Il semble d'ailleurs que le niveau minimum d'acide phosphorique assimilable nécessaire à l'établissement de la symbiose soit très faible dans certaines stations de Pin maritime, si nous nous basons sur les analyses chimiques des sols de ces stations et sur la mycorhization parfois exubérante qui y règne (cas des stations littorales de la région de Montpellier, par exemple).

Il ne nous est toutefois pas interdit de penser d'autre part que de fortes doses d'engrais, choisies du reste empiriquement, seraient susceptibles de dépasser le seuil favorisant à la fois la croissance et la mycorhization des arbres ; ceux-ci seraient placés dans des conditions analogues à celles de la série fertilisée pendant dix mois par la solution complète, conditions qui ont inhibé la mycorhization.

Ne mesurant encore qu'imparfaitement le rôle des symbiotes fongiques dans l'équilibre biologique de l'arbre, nous ne pouvons préjuger des conséquences biologiques d'une fertilisation minérale exagérée. Certes, c'est en pourvoyant directement les arbres en éléments majeurs que l'on obtient le plus rapidement un développement maximum de ces arbres ; certaines substances stimulantes pourraient néanmoins, dans les conditions naturelles, leur être fournies en supplément par l'intermédiaire des mycorhizes.

— En second lieu, la spécificité des symbiotes fongiques devra être considérée car des variations d'origine spécifique peuvent se manifester sur la nutrition phosphatée des arbres :

L'absorption par des plantules du *Pinus silvestris* L. du phosphore contenu dans le phosphate de fer ou l'apatite est ainsi toujours stimulée avec *Boletus luteus* Fr. ex L. alors qu'*Amanita muscaria* Fr. ex L. ne la favorise que rarement et l'inhibe même parfois (G. RITTER et H. LYR, 1965).

— Il est très probable que, d'autre part, des ectomycorhizes à structure différente pour un même champignon associé, ne jouent pas un rôle identique dans la nutrition phosphatée des arbres. B. BOULLARD et T. DOMINIK (1966) ont souligné à cet égard le rôle incertain, voire néfaste, joué par certaines ectomycorhizes « lâches » (« sous-types » « A », « C », et « H ») dans la nutrition et la croissance des essences forestières en Margeride.

Ces observations de BOULLARD et DOMINIK montrent bien que l'aspect quantitatif de la symbiose ectomycorhizienne des arbres n'est pas toujours suffisant pour définir son efficacité.

EFFET DU TYPE DE SOL (EN PARTICULIER DE LA QUALITÉ DE SA MATIÈRE ORGANIQUE) SUR LA MYCORHIZATION ET LA CROISSANCE DE PLANTULES DE PIN MARITIME

1. Introduction.

De nombreux auteurs, cités par Y. DOMMERGUES et F. MANGENOT (1970) ont considéré que la mycorhization des arbres forestiers était favorisée par la matière organique brute, en particulier par les litières du type « mor » ou les débris ligneux en décomposition. Ce phénomène tiendrait aux champignons mycorhiziens eux-mêmes, à la microflore associée, aux propriétés physiques favorables des litières, etc.

Des restrictions sont cependant apportées de plus en plus fréquemment à cette opinion :

J. L. HARLEY (1969) mentionne que les mycorhizes peuvent être inhibées par des produits phénoliques de l'humus.

M. PALENZONA et A. FONTANA (1970) ont mis en évidence l'influence du type de sol sur la morphologie et l'intensité de la distribution des mycorhizes du *Pinus strobus* L. : *Tuber albidum* Pico fournit des ectomycorhizes corralloïdes typiques dans une terre sableuse sans humus ou un compost de tourbe, sable et fumier, mais des mycorhizes simples, longues et peu nombreuses dans un sol forestier, le résultat inverse se produisant avec *Ixocomus granulatus* (L.) Quél.

En comparant les systèmes racinaires de Pins maritimes élevés sur des terres dites « de mouillère » du massif forestier landais (qui correspondent à des sols humiques à gley) et ceux d'arbres croissant dans la dune littorale ou d'autres types de sol de la lande humide, T. ROUQUEROL (communication personnelle) a observé de grandes différences dans leur morphologie et l'intensité de leur mycorhization : les Pins des terres « de mouillère » ne portent que très peu ou pas de mycorhizes, par opposition à ceux des autres sols, et leur rhizoplan est tout au plus couvert d'un réseau très lâche d'hyphes mycéliennes constituant rarement un manteau. Dans de telles conditions édaphiques, l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne semble bien ne correspondre qu'aux arbres de meilleure venue. Des causes diverses ont été invoquées pour expliquer la croissance généralement médiocre des arbres et les quelques dépérissements observés sur ces types de sol : provenance des graines (Portugal), attaques de déprédateurs (Chenilles processionnaires, ...) et de parasites (*Clitocybe mellea* Vahl ex Fr., ...), mauvais drainage, qualité défavorable de la matière organique, etc.

C'est en partie pour tenter d'élucider les raisons des phénomènes observés *in situ* qu'a été réalisé à la Station de Recherches forestières de Bordeaux, un essai comparatif de la croissance de plantules de Pin maritime mettant en jeu des variations dans les types de sols landais et dans la qualité de leur drainage (1). Les résultats des prélèvements effectués un an après le début de l'essai font apparaître que le mode de drainage a peu d'effet à la fois sur le développement du système racinaire des plantules et sur l'intensité de leur mycorhization. Par contre, la nature et l'abondance du mycelium rhizosphérique comme l'intensité de mycorhization varient avec le type de sol : la terre de l'horizon A_1 d'un podzol humique se montre, en effet, dans cet essai, plus favorable à la mycorhization et au développement du mycelium rhizosphérique des plantules que la terre « de mouillère ». La différence constatée ne peut guère s'expliquer par des fluctuations texturales et chimiques (les sols landais étant assez homogènes de ce point de vue) mais plutôt par des variations dans le taux et la qualité de la matière organique des deux types de sols considérés. Cette dernière hypothèse s'appuie d'autre part sur l'observation complémentaire suivante : des plantules de Pin maritime élevées sur sable landais privé de matière organique possèdent des systèmes racinaires mieux développés, plus fortement mycorhizés et morphologiquement différents de ceux de plantules ayant crû sur des sols humiques.

Nous fondant sur ces remarques préliminaires, nous avons mis en place un essai qui supprime les effets d'un mauvais drainage et permet de n'analy-

(1) Essai conduit sous la direction de J. GELPE, Ingénieur à la Station de Recherches forestières de Bordeaux.

ser que l'influence du type de sol (en particulier de sa matière organique) sur la mycorhization et, accessoirement, sur la croissance de plantules de Pin maritime.

2. **Matériel et méthodes.**

Des plantules axéniques de Pin maritime (provenance landaise ; clone « 01.10 » ; moyenne cotylédonaire : 7,25) sont plantées, trois semaines après le semis, dans des pots du type « Cultipot n° 11 » à raison de 12 plantules par série. Ces plantules sont réparties au hasard dans chaque série mais en respectant la moyenne cotylédonaire du lot, puis placées en serre à une température comprise entre 15° C et 35° C.

Le matériau de la série témoin est constitué par la terre de l'horizon superficiel d'une station littorale débarrassée de la litière sus-jacente : sa teneur en matière organique est négligeable (taux voisin de 0,6 p. 100 de la terre séchée à 105° C).

Dans chaque pot des trois autres séries nous apportons le matériau sous la forme d'une couche parallélépipédique de 4 cm de hauteur (volume approximatif : 400 cm^3) intermédiaire entre deux strates (hauteurs respectives : 1 cm et 5 cm) constituées par le matériau témoin représentant un inoculum naturel.

Les matériaux étudiés sont les suivants :

— litière de la station littorale où a été prélevé le matériau témoin ;

— terre de l'horizon A_1 d'un sol humique à pseudogley (« Terre du Contrat Rousset » ; Gironde) ;

— terre de l'horizon A_1 d'un podzol humique (Domaine de l'Hermitage ; Gironde).

Traitement des matériaux

Les matériaux subissent, dans une cuve, un lavage à l'eau distillée permettant d'éliminer d'une part les débris organiques très grossiers qui surnagent, d'autre part les particules sableuses, par décantation. Après homogénéisation, on fait macérer les matériaux au bain de sable, dans l'eau distillée, à environ 80° C pendant 12 heures. Nous avons convenu de procéder à leur désinfection du fait de la présence d'une flore mycorhizienne liée à la matière organique des sols landais et probablement différente de celle de l'inoculum. En l'absence d'une technique très éprouvée (utilisation du formol ou du merthiolate de sodium, des ultra-sons, etc.) nous avons dû nous résoudre à traiter les matériaux par la chaleur sèche (115° C — 120° C pendant 4 heures) : la désinfection ainsi opérée a l'avantage d'être homogène et très largement suffisante pour détruire sinon toute la microflore, du moins tous les champignons mycorhizogènes renfermés dans ces matériaux.

Le tableau 4 fournit les caractères analytiques des matériaux traités (1).

La litière de station littorale a une réaction neutre et elle est riche en acide phosphorique assimilable. Quant aux matériaux landais, ils sont caractérisés par une acidité forte ou très forte, la pauvreté de leur teneur en potassium échangeable, un taux d'acide phosphorique assimilable et de matière organique faible ou très faible, un rapport C/N assez élevé (pour le sol humique à pseudogley) voire extrêmement élevé (pour le podzol humique), le rapport $\frac{(AF)}{(AH)}$ rendant compte d'une polymérisation moyenne.

La comparaison des caractères analytiques des matériaux bruts et traités (cf. Tableau V) montre que l'ensemble du traitement tend à appauvrir ces matériaux en potassium échangeable et en acide phosphorique assimilable, le pH variant très peu : nous devons rechercher dans les opérations de lavage et de décantation préliminaires la raison de l'entraînement des éléments solubles. Par contre, le traitement aboutit, dans le cas de la litière littorale, à une meilleure concentration de la matière organique, le rapport C/N n'augmentant, lui, que très faiblement. Pour la terre de l'horizon A_1 du sol

(1) Analyses réalisées par la Station de Recherches sur les sols forestiers et la fertilisation du C.N.R.F. (Nancy-Amance).

TABLEAU IV

Caractères analytiques des matériaux traités

Matériaux traités / Données analytiques	Litière de station littorale	Terre de l'horizon A_1 d'un sol humique à pseudogley	Terre de l'horizon A_1 d'un podzol humique
H_2O (en p. 100 du sol séché à l'air)...	12,2	1,4	0,2
pH (eau $^1/_{2,5}$).....	7,1	5,1	4,4
K^+ *échangeable* (en mEq pour 100 g)...	0,29	0,03	0,02
P_2O_5 *assimilable* (en p. 1 000 de la terre fine séchée à l'air).....	0,390	0,010	0,050
Matière Organique (M. O.) (par rapport à la terre fine séchée à l'air).			
— M. O. p. 1 000.....	418,3	34,4	12,3
— Carbone (C) p. 1 000.....	243,2	20,0	7,2
— Azote (N) p. 1 000.....	10,36	1,12	0,14
— C/N.....	23,5	17,9	51,4
— Acides fulviques (AF) p. 1 000....	—	7,7	1,6
— Acides humiques (AH) p. 1 000...	—	15,4	3,1
— $\frac{(AF)}{(AH)}$	—	0,50	0,52

humique à pseudogley, on peut supposer que le traitement provoque la rupture de la liaison chimique entre les chaînes aliphatiques (uronides, saccharides, peptides) et les noyaux aromatiques des composés humiques (P. DUBACH *et al.*, 1961, d'après Ph. DUCHAUFOUR, 1970), ce qui entraîne une perte de carbone et d'azote organiques (notamment l'azote des acides aminés) expliquant la très faible variation des rapports C/N et $\frac{(A.F.)}{(A.H.)}$.

Notre méthode de traitement des matériaux édaphiques ne peut donc éviter la modification de la qualité de leur matière organique, ce qui représente un inconvénient notable.

3. **Résultats et discussion.**

Les résultats de l'essai (interrompu après quatre mois et demi d'expérience) concernent :

— l'influence des types de matériaux testés (et en particulier de leur matière organique) sur la mycorhization des plantules ;

— l'effet de ces matériaux et des mycorhizes sur la croissance des plantules.

Nous ferons correspondre à chaque matériau les chiffres suivants :

(1) terre d'une station littorale (témoin sans matière organique) ;

(2) litière de la même station ;

(3) terre de l'horizon A_1 d'un sol humique à pseudogley ;
(4) terre de l'horizon A_1 d'un podzol humique.

TABLEAU V

Comparaison des caractères analytiques des matériaux bruts et traités

Données analytiques	Litière de station littorale		Terre de l'horizon A_1 d'un sol humique à pseudogley	
	brute	traitée	brute	traitée
H_2O (en p. 1000 du sol séché à l'air)	12,3	12,2	2,5	1,4
pH (eau $^1/_{2,5}$)	6,9	7,1	4,9	5,1
K^+ échangeable (en mEq. pour 100 g)	0,66	0,29	0,05	0,03
P_2O_5 assimilable (en p. 1 000 de la terre fine séchée à l'air)	0,660	0,390	0,030	0,010
Matière organique (par rapport à la terre fine séchée à l'air).				
— M.O. p. 1 000	325,5	418,3	64,6	34,4
— Carbone (C) p. 1 000	189,3	243,2	37,6	20,0
— Azote (N) p. 1 000	8,37	10,36	2,26	1,12
— C/N	22,61	23,47	16,63	17,85
— Acides fulviques (A.F.) p. 1 000	26,4	—	10,9	7,7
— Acides humiques (A.H.) p. 1 000	33,0	—	21,5	15,4
— $\frac{(AF)}{(AH)}$	0,80	—	0,51	0,50

I. INFLUENCE DES TYPES DE MATÉRIAUX TESTÉS SUR LA MYCORHIZATION DES PLANTULES DE PIN MARITIME (cf. tableau VI).

Il apparaît que la mycorhization des plantules des séries (1), (2) et (3) est significativement supérieure (à P = 0,01 pour les deux premières, à P = 0,05 pour la troisième) à celle de la série (4) : autrement dit, la mycorhization est sensiblement inhibée, à ce stade de l'expérience, dans le cas de la terre du podzol humique.

Les tests « F » et « t » d'homogénéité (1) des moyennes des pourcentages de mycorhization des plantules des séries (1), (2) et (3) indiquent, de plus, que ces pourcentages ne sont pas significativement différents entre eux pour les séries (1) et (2) d'une part (F = 1,5 ;t = 1,88), (2) et (3) de l'autre. Par contre, une différence significative (à P = 0,05) apparaît entre les séries (1)

(1) Nombre de degrés de liberté : 9 pour test « F » ; 18 pour le test « t ».

TABLEAU VI

Influence du type de matériau (en particulier de la matière organique) sur la mycorhization et la croissance de plantules de Pin maritime (après quatre mois et demi d'expérience)

Moyennes des mesures et limites de sécurité de ces moyennes (P = 0,05)	Matériau témoin (1)	Types de matériaux testés		
		(2)	(3)	(4)
Pourcentage de la mycorhization générale des plantules.....	61 ±17	44 ±14	42 ±12	13 ±7
Accroissement du poids des plantules fraîches (en cg).....	111 ±25,8	119,3 ±28,4	159,2 ±29,1	107,1 ±21,2
Poids du système aérien frais (P.A.) (en cg).....	60,5 ±10,1	76,1 ±16,4	84,4 ±14,3	57,8 ±8,3
Poids du système racinaire frais (P.R.) (en cg).....	65,6 ±16,6	58,6 ±14,4	89,3 ±20,1	63,9 ±14,6
$\frac{(P.R.)}{(P.A.)}$.....	1,07 ±0,20	0,78 ±0,14	1,07 ±0,22	1,10 ±0,17

et (3) (t = 2,18 pour une valeur-limite de 2,10). Nous ne pouvons cependant accorder à ces résultats une valeur absolue car la mycorhization des plantules de la série témoin (1) est favorisée quantitativement, au début de l'expérience, par l'absence d'une couche de terre désinfectée. En nous attachant donc uniquement au cas des séries (2), (3) et (4), les taux de mycorhization se classent de la manière suivante : (2) et (3) » (4).

Le seul examen de l'intensité de la mycorhization globale ne rend pas cependant compte de toutes les particularités des systèmes racinaires des plantules des différentes séries. Nous remarquons, en effet, une variation presque graduelle de la série (1) à la série (4) en ce qui concerne le nombre, la densité et la localisation des poils absorbants ; on aboutit dans la série (4) à des poils absorbants très nombreux et très denses localisés essentiellement au niveau de la couche de terre du podzol humique. Ce phénomène semble en corrélation avec la rareté des mycorhizes à ce niveau : dans cette série, en effet, les mycorhizes se rencontrent préférentiellement au voisinage du collet, c'est-à-dire au-dessus de la couche humique. Si dans la série (3), les poils absorbants sont peu denses bien qu'assez nombreux et répartis sur l'ensemble du système racinaire, les mycorhizes se trouvent souvent en dehors de la zone de terre du sol humique à pseudogley. Au contraire, dans la série (2), la mycorhization s'établit plutôt au niveau de la couche de litière. Du point de vue de la morphologie des mycorhizes, on constate, dans le cas des matériaux des sols humiques, une augmentation du nombre des mycorhizes dichotomes. De plus, la présence, dans la série (4), d'un nombre notable de racines courtes divisées dichotomiquement mais non infectées paraît bien démontrer l'échec de l'établissement de la symbiose : les champignons

de la rhizosphère sont apparemment capables de secréter des auxines qui induisent la division dichotomique des racines courtes (d'après V. SLANKIS, 1958) mais leur action s'arrête souvent à ce stade.

Du point de vue anatomique, nous trouvons dans les séries (2), (3) et (4), des manteaux fongiques appartenant aux sous-types « A » et « F » ; les manteaux du sous-type « C » apparaissent dans la série (4), la série (1) ne comprenant que les sous-types « A » et « C ». Le réseau fongique intercellulaire du cortex racinaire s'insinue très souvent jusqu'à l'endoderme ; dans le cas des terres humiques, le mycelium intercellulaire a tendance à réduire le volume des cellules du cortex : il n'y a cependant pas de pénétration intracellulaire.

Nous ne pouvons qu'émettre certaines hypothèses concernant le rôle des divers types de matière organique testés. Il apparaît que la litière littorale constitue un milieu favorable à la mycorhization des plantules principalement, peut-être, pour des raisons physiques : il s'agit, en effet, d'un milieu très aéré ; or, les champignons de mycorhizes sont des organismes généralement avides d'oxygène. Cette qualité de la litière littorale s'oppose en tout cas au caractère compact des terres humiques même bien draînées que fuient plus ou moins les mycorhizes.

L'hypothèse de l'aération du substrat ne peut toutefois rendre compte des différences observées dans la mycorhization des plantules des séries (3) et (4). Afin d'expliquer l'inhibition de la mycorhization dans la série (4), nous devons songer à l'action de certaines substances thermorésistantes (les polyphénols complexes, par exemple), défavorables à l'établissement de la symbiose, et dont la proportion aurait pu croître du fait du traitement opéré sur le matériau. L'inhibition de la symbiose dans la strate de terre du sol humique à pseudogley (série 3) est plus faible que dans le cas précédent et elle n'affecte aucunement les zones d'inoculum sus et sous-jacentes, ce qui fait que la mycorhization globale du système racinaire est bonne.

II. INFLUENCE DES TYPES DE MATÉRIAUX TESTÉS ET DE LA MYCORHIZATION SUR LA CROISSANCE DES PLANTULES DE PIN MARITIME (cf. tableaux VI et VII).

La série (3) fournit des nombres significativement plus élevés que ceux des autres séries après quatre mois et demi d'expérience pour l'accroissement du poids des plantules fraîches et pour le poids de leur système racinaire frais. Pour le poids du système aérien frais de ces plantules, les mesures des séries (2) et (3) ne diffèrent pas significativement les unes des autres aux seuils de probabilité habituels, et elles sont supérieures à celles de la série (4). Le rapport $\frac{(P.R.)}{(P.A.)}$ est significativement plus faible dans la série (2) que dans les autres séries.

Par ailleurs, à l'intérieur de chaque série, les coefficients de corrélation entre le pourcentage de mycorhization des plantules et les paramètres exprimant leur croissance sont toujours faibles et ne sont jamais significatifs.

L'addition de la terre du sol humique à pseudogley bien draînée à celle de l'inoculum apparaît bénéfique pour la croissance des plantules de la série (3). Cette conjonction favorable se superposerait d'ailleurs à l'influence

TABLEAU VII

Test d'homogénéité des moyennes des mesures effectuées sur les plantules des différentes séries

Mesures / Comparaisons / Test	Accroissement du poids des plantules fraîches		Poids du système aérien frais (P.A.)		Poids du système racinaire frais (P.R.)		(P.R.) / (P.A.)	
	F	t	F	t	F	t	F	t
(1) - (2)	1,21	0,51	2,6	1,9	1,32	0,75	1,98	2,8*
(1) - (3)	1,27	2,95**	1,98	3,3**	1,47	2,17*	—	—
(1) - (4)	1,48	0,28	1,5	0,49	1,29	0,18	1,3	0,3
(2) - (3)	1,05	2,34*	1,3	0,9	1,95	2,95**	—	2,49*
(2) - (4)	1,8	0,8	3,9*	—	1,03	0,61	1,5	3,5**
(3) - (4)	1,9	3,4**	2,97	3,85**	1,9	2,4*	—	0,28

* différence significative (P = 0,05), ** différence significative (P = 0,01). Nombre de degrés de liberté : 9 pour le test « F » ; 18 pour le test « t ».

stimulante de la mycorhization globale des plantules qui n'est pas inhibée dans cette série. Nous sommes en droit de penser, d'autre part, que la forte densité des poils absorbants au niveau de la couche de terre du podzol humique dans la série (4) a pu compenser légèrement la réduction de la capacité d'absorption racinaire qu'a probablement entraînée l'inhibition de la mycorhization. Quant à la litière littorale, sa faible densité (comparativement à celle des autres matériaux) atténue la richesse de sa composition pondérale en certains éléments nutritifs (acide phosphorique assimilable, en particulier), et l'accroissement de poids des plantules de la série (2) est significativement plus faible que dans la série (3) et à peine plus élevé que pour le témoin ; remarquons cependant la faiblesse du rapport $\frac{(P.R.)}{(P.A.)}$ dans la série (2) et l'importance notable du système aérien dans cette même série : ces résultats traduiraient-ils une plus grande efficacité de la symbiose ?

Enfin, l'importance du développement du réseau fongique intercellulaire dans les mycorhizes des plantules des séries (2), (3) et (4), notamment dans ces deux dernières, est de nature à favoriser la nutrition minérale indépendamment du taux de la mycorhization globale : ce réseau peut représenter, en effet, un relais efficace entre les hyphes du manteau fongique de la mycorhize et les tissus de l'hôte.

4. **Conclusions.**

La durée trop brève, à notre gré, de l'expérience et le mode insatisfaisant de désinfection des matériaux renfermant de la matière organique ne

nous permettent pas de tirer de notre essai des conclusions définitives quant à l'influence réelle de ces matériaux sur la mycorhization et la croissance des plantules de Pin maritime. Une matière organique agit, en effet, sur la croissance des plantes non seulement par son taux et sa qualité mais aussi par la microflore qui lui est associée. Or, en opérant, par la chaleur, sur des matériaux organiques, une désinfection même modérée, on peut éventuellement libérer des substances nouvelles, nutritives ou, au contraire, toxiques (comme certains composés phénoliques), détruire des produits toxiques déjà formés et la microflore minéralisante, synergiste des champignons mycorhiziens.

Il conviendrait de rechercher un autre protocole expérimental évitant les écueils que nous avons signalés et permettant, le cas échéant, de tester le comportement spécifique voire infraspécifique des champignons mycorhiziens à l'égard de divers matériaux organiques (cf. G. LUNDEBERG, 1970, avec plusieurs races physiologiques du *Boletus subtomentosus* Fr. ex L.).

La démonstration nous paraît cependant faite que le type de matière organique des sols représente un facteur important, voire limitant, de la mycorhization des arbres, surtout en sols pauvres où l'influence supplémentaire d'un mauvais drainage est susceptible de provoquer le dépérissement de ces arbres en réduisant le lessivage des substances toxiques de la matière organique.

CONCLUSION GÉNÉRALE

En dehors des facteurs qui la déterminent initialement (présence dans le sol d'espèces mycorhizogènes appropriées et facteurs de nature intrinsèque), la mycorhization du Pin maritime nous apparaît sous la dépendance étroite de son environnement, en particulier du sol. D'ores et déjà nous percevons l'existence d'un seuil de fertilisation au-delà duquel la symbiose ne s'établit plus. Nous en avons constaté la manifestation dans le cas de la fertilisation phosphatée de plantules élevées sur du sable de Biot et arrosées avec des solutions nutritives. Les conditions de notre essai sont trop éloignées de celles des parcelles forestières pour nous fournir une idée, même approximative, de la valeur du seuil critique de fertilisation dans la nature. Ce seuil doit d'ailleurs varier avec le type de matière organique du sol. Les observations précédentes nous incitent cependant à la prudence dans les expériences de fertilisation minérale forestière et nous conduisent à rechercher les formules qui, tout en sauvegardant la mycorhization des arbres, favoriseraient leur croissance en palliant les déficiences initiales du sol.

REMERCIEMENTS

Le présent article est extrait du mémoire de la thèse de Docteur-Ingénieur que nous avons soutenue à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc le 21 décembre 1971. Ce mémoire, intitulé « Essai d'analyse de la symbiose ectomycorhizienne chez le Pin maritime », a été préparé sous la direction de Mme T. ROUQUEROL (C. R. A. du Midi, Montpellier), à qui nous renouvelons l'expression de nos sentiments de respectueuse gratitude. Nos remerciements s'adressent également à Mme B. FAUVEL et Mlle H. VAILHE pour la précieuse collaboration technique qu'elles nous ont apportée.

Résumé

Les effets de deux facteurs édaphiques (teneur en phosphore et qualité de la matière organique des sols) sur la mycorhization et la croissance de plantules de Pin maritime (*Pinus pinaster* Soland. *in* Ait.) sont étudiés et discutés.

1. Dans un milieu particulièrement pauvre en phosphore (sable de Biot arrosé par une solution nutritive sans phosphore), la mycorhization est bonne, après quatre mois d'expérience, et les plantules dépendent, dans une certaine mesure, pour leur développement, des champignons mycorhiziens qui sont doués de pouvoir solubilisant. Après dix mois d'expérience, la mycorhization s'est établie sur presque toutes les plantules avec une intensité moyenne accrue.

Dans un milieu richement approvisionné en phosphore directement assimilable, la mycorhization, pauvre après quatre mois d'expérience, est presque totalement inhibée au bout de dix mois d'expérience. Les plantules s'y développent avec vigueur, indépendamment des mycorhizes.

Cet essai nous conduit à poser le problème des seuils de fertilisation dans les conditions naturelles et à considérer l'effet spécifique des symbiotes fongiques sur la nutrition phosphatée des arbres.

2. L'influence de trois types de matériaux édaphiques (litière d'une station littorale, terres des horizons A_1 d'un sol humique à pseudogley et d'un podzol humique) sur la mycorhization et la croissance de plantules de Pin maritime, est examinée au bout de quatre mois et demi d'expérience, l'inoculum étant apporté par une terre de station littorale.

La mycorhization est sensiblement inhibée par la terre du podzol humique. De plus, la localisation et la morphologie des mycorhizes ainsi que l'anatomie des manteaux fongiques varient avec le type de matériau.

La croissance des plantules dans les diverses séries n'est pas en corrélation avec le pourcentage de leur mycorhization.

Insistons toutefois sur le fait qu'une matière organique intervient sur la croissance des plantes non seulement par son taux et sa qualité mais aussi par la microflore, qui lui est associée.

Summary

The effects of two edaphic factors (soil phosphate content and organic matter type) on mycorrhizal infection and growth of *Pinus pinaster* Soland. *in* Ait. seedlings are studied and discussed.

1. In conditions of particularly low phosphate concentration (Biot sand watered by a nutrient solution lacking phosphate), mycorrhizal infection is satisfactory four months after the beginning of the experiment, and seedling development depends in part on the mycorrhizal fungi which are able to cause solubilization. After ten months nearly all the seedlings contain mycorrhizae and the average intensity of mycorrhizal development had increased.

In conditions rich in directly assimilable phosphate, mycorrhizal infection is poor after four months and almost completely inhibited after ten months of experimentation. Vigorous seedling development occurs independently of the mycorrhizae.

This experiment led us to consider the problem of fertilization requirements in natural conditions and the specific effects of fungal symbionts on the phosphate nutrition of trees.

2. The influence of three types of organic matter (litter from a coastal station, the A_1 horizons of a humic pseudogley soil and of a humic podsol) on the mycorrhizal development and growth of *Pinus pinaster* seedlings was examined after four and a half months of experimentation. The inoculum was provided by soil from a coastal region. Mycorrhizal infection was significantly inhibited by the humic podsol. In addition the localization and the morphology of the mycorrhizae and the anatomy of the fungal sheath vary with the type of organic matter.

The growth rate of seedlings in the different conditions is not correlated with the percentage of mycorrhizal infection.

Nevertheless, it must be stressed that the effect of organic matter on plant growth depends not only on its type and its concentration but also on the microflora which is associated with it.

BIBLIOGRAPHIE

BOULLARD (B.), 1960. — Influence des engrais sur la constitution de mycorrhizes par le Pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.). *Rev. gén. bot., Fr.*, **67** (789): 47-59.

BOULLARD (B.) & DOMINIK (T.), 1966. — Étude des mycorrhizes ectotrophes constituées par les essences forestières en Margeride - Importance de ces associations pour le reboisement des Landes de la Lozère. *J. Agric. trop. Bot. appl. Fr.*, **13** (4-5): 183-206.

CLODE (J. J. E.), 1956. — As micorrizas na migração do fosforo estudo com o 32 P. *Publicações da Direcção Geral dos Serviços Florestais et Aqüicolas Portugueses*, **23** (2): 167-202.

DOMINIK (T.), 1969. — Key to ectotrophic mycorrhizae. *Folia forest. polon.* A, **15**: 309-321.

DOMMERGUES (Y.) & MANGENOT (F.), 1970. — *Écologie microbienne du sol.* Masson, Paris, 796 p., 101 tabl., 180 fig.

DUBACH (P.), MEHTA (N. C.) & DEUEL (H.), 1961. — *In* Z. Pflanzenerähr. Düngung Bodenkde, Dtsch., **95** (2): 119-123 (d'après Ph. DUCHAUFOUR, 1970).

DUCHAUFOUR (Ph.), 1970. — *Précis de Pédologie.* Masson, Paris, 3e éd., 481 p., 80 fig., 23 pl. ph.

GUINAUDEAU (J.), 1959. — Une expérience d'emploi d'engrais dans un reboisement par semis de Pin maritime à Mimizan (Landes). *Rev. forest. fr.*, **4**: 310-316.

HARLEY (J. L.), 1969. — *The Biology of Mycorrhiza.* Leonard Hill Books, London, 2e éd., 334 p., 23 fig., 10 pl.

HARLEY (J. L.) & Mc CREADY (C. C.), 1950. — Uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. I. *New Phytologist, G. B.*, **49**: 388-397.

HARLEY (J. L.) & Mc CREADY (C. C.), 1952, a. — Uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. II. *New Phytologist, G. B.*, **51**: 56-64.

HARLEY (J. L.) & Mc CREADY (C. C.), 1952, b. — Uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. III. *New Phytologist, G. B.*, **51**: 342-348.

HATCH (A. B.), 1937. — The physical basis of mycotrophy in the genus *Pinus*. *Black Rock For. bull.*, **6**: 168 p.

LEVISOHN (I.), 1958. — Effects of Mycorrhiza on tree growth. *Soils fertil.*, **21**: 73-82.

LUNDEBERG (G.), 1970. — Utilisation of various nitrogen sources, in particular bound soil nitrogen, by mycorrhizal fungi. *Stud. forest. suecica*, **79**: 95 p.

MITCHELL (H. L.), FINN (R. F.) & ROSENDAHL (R. O.), 1937. — The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. *Black Rock For. Pap.*, **1**: 58-73.

MORRISON (T. M.), 1954. — Uptake of phosphorus - 32 by mycorrhizal plants. *Nature, G. B.*, **174**: 606-607.

MORRISON (T. M.), 1957. — Mycorrhiza and phosphorus uptake. *Nature, G. B.*, **179**: 907-908.

PALENZONA (M.) & FONTANA (A.), 1970. — Influenza di tipi di suolo su tre forme micorriziche del pino strobo. *Allionia*, **16**: 101-113.

RITTER (G.) & LYR (H.), 1965. — The significance of Mycorrhizal Fungi for the Utilization of Different Sources of Phosphate by *Pinus silvestris* L. *In* : J. Macura and V. Vancura (Editors). *Plant Microbes Relationships, Proceedings of the Symposium on Relationships between Soil Microorganisms and Plant Roots*, Prague, septembre 1963. Czechoslovak Academy of Sciences, Prague : 277-282.

SLANKIS (V.), 1958. — The role of auxin and other exsudates in mycorrhizal symbiosis of forest trees. *In* : K. V. Thiman (Editor). *Physiology of forest trees*. Ronald Press, New York : 427-443.

TOUZET (G.) & HEINRICH (J. C.), 1967. — Expériences de semis résineux sur milieu artificiel. *Association Forêt-Cellulose (AFOCEL), C. R. d'activité*, Paris : 51-66.